蜱类卵黄发生研究进展

杨小龙，高志华，刘敬泽*

（河北师范大学生命科学学院，石家庄 050016）

摘要：蜱是一类特殊的节肢动物，有关其生殖生理的研究远远落后于昆虫。卵黄发生直接影响蜱类的繁殖力，一直是蜱类生理学一个十分活跃的研究领域。目前，对蜱类卵黄发生的研究主要包括卵黄蛋白的纯化与鉴定，卵黄原蛋白的合成与调控，卵母细胞对卵黄原蛋白的摄取以及转变为卵黄蛋白的分子过程。蜱类卵黄发生受激素调控，激素的作用与作用激素的种类在硬蜱和软蜱中表现出较大差别。对蜱类卵黄发生了解得尚少，在许多方面需深入研究。

关键词：蜱类；卵黄发生；卵黄蛋白；卵黄原蛋白；激素调控；研究进展

中图分类号：Q965 文献标识码：A 文章编号：0454-6296(2005)04-0609-07

Advances in tick vitellogenesis

YANG Xiao-Long，GAO Zhi-Hua，LIU Jing-Ze*（College of Life Sciences，Hebei Normal University，Shijiazhuang 050016，China）

Abstract：Ticks are a specific group of arthropods. The knowledge of reproductive physiology in ticks is very limited as compared to insects. Vitellogenesis directly influences tick reproductive ability，and is always a very active research field in tick physiology. At present，the research mainly concentrates on vitellin purification and characterization，vitellogenin synthesis and hormonal regulation，vitellogenin absorption and processing. Vitellogenesis is regulated by hormones. There are obvious differences between hard ticks and soft ticks in hormonal effects and sorts. The knowledge of tick vitellogenesis is preliminary，and further research should be made in many aspects.

Key words：Ticks；vitellogenesis；vitellin；vitellogenin；hormonal regulation；research advances

蜱类是专性吸血的外寄生动物，在虫媒疾病中，由其传播的病原体种类最多，对人类健康和畜牧生产危害极大(邓国藩和姜在阶，1991)。由于该类群的特殊性，对其生殖生理了解甚少。蜱类的繁殖力极强，每代产生的后代是其本身的几百或几千倍(James *et al*.，1999)。卵黄发生(vitellogenesis)是卵巢发育成熟的关键，直接影响蜱类的繁殖力。卵黄发生受激素的调控(Sankhon *et al*.，1999；Friesen and Kaufman，2002)。因此，研究蜱类的卵黄发生，具有重要的理论与实践意义。

1 蜱类的卵黄发生

蜱类的卵黄发生是由卵巢以外的组织合成卵黄原蛋白(vitellogenin，Vg)，并释放到血淋巴，由发育中的卵母细胞选择性摄取、加工形成卵黄蛋白(vitellin，Vn)作为胚胎发育的营养来源(Engelmann，1979；Chinzei and Talyor，1994；Kaufman，1997)。Balashov(1972)将节肢动物卵的成熟分为5个时期，即卵黄发生前期(previtellogenic stage；包括Ⅰ，Ⅱ期)，卵黄发生期(vitellogenic stage；Ⅲ期)，排卵前期(preovulate stage；Ⅳ期)和排卵期(ovulate stage；Ⅴ期)；而龚和和翟启慧(1979)及Engelmann(1979)将其归为3个时期：卵黄发生前期、卵黄发生期、卵黄发生后期(postvitellogenic stage)或卵壳形成期(chorionation stage)。蜱类也经历上述过程。

蜱类的生殖营养循环在硬蜱和软蜱中差别很大。硬蜱一生只有一次生殖营养循环，且只在交配后才能饱血，饱血后一次产大量的卵而死亡；软蜱则进行多次生殖营养循环，饱血无需交配，其交配可在吸血前也可在吸血后，每一次血餐后产一些卵，一生可多次血餐，多次产卵(Oliver，1986)。蜱类吸血和

基金项目：国家自然科学基金项目(30170128)

作者简介：杨小龙，男，1977年3月生，河北沧州人，博士研究生，研究方向为动物生理生态学，E-mail：yxiaolong@eyou.com

* 通讯作者 Author for correspondence，E-mail：jzliu21@heinfo.net

收稿日期 Received：2004-09-14；接受日期 Accepted：2004-11-08

交配是完成卵充分发育的先决条件(Diehl *et al*., 1982;Oliver, 1986),少数营自体生殖(autogenous)的蜱除外(Chinzei and Talyor, 1994)。吸血为卵的发育提供了营养源和促性腺激素(gonadotropic hormones)的信号刺激(Rosell and Coons, 1989)。交配是卵黄原蛋白合成和启动卵母细胞摄取卵黄原蛋白的一个重要因子(Connat *et al*., 1986;Oliver, 1986)。一方面交配能对雌蜱生殖道提供机械刺激,该刺激可能诱导“脑部”保幼激素类物质的分泌;另一方面,交配可由雄蜱提供化学刺激,该刺激是一种蛋白质类物质,能诱导合神经节释放一种未知的促性腺激素,促进与蜱类卵黄发生有关激素的分泌(Galun and Warburg, 1967;Kaufman, 1997)。

目前,对蜱类卵黄发生的研究主要集中在卵黄蛋白和卵黄原蛋白的纯化与鉴定,卵黄原蛋白的合成与调控,卵母细胞对卵黄原蛋白的摄取以及转变为卵黄蛋白的分子过程(Friesen and Kaufman, 2002)。

1.1 卵黄蛋白和卵黄原蛋白

蜱类的卵黄原蛋白、卵黄蛋白只在雌蜱体中检测到而在雄蜱体中检测不到,是雌性特异蛋白;含有来自于寄主血红蛋白的棕色色素——血红素(Wigglesworth, 1943)。因此,其在波长 280 nm 处有蛋白的最大吸收峰,在 400 nm 处有血红素的最大吸收峰,并以此定性分析。蜱类的卵黄原蛋白一般由卵巢以外的组织合成并释放到血淋巴,被卵母细胞选择性摄取、加工成卵黄蛋白后,可能在配糖基和酯基上经过修饰(Raikhel and Dhadialla, 1992;James and Oliver, 1997)。为区别这两种蛋白,在合成位点和血淋巴中称之为卵黄原蛋白,摄入卵母细胞后称之为卵黄蛋白(Boctor and Kamel, 1976;Chinzei *et al*., 1983)。

昆虫的卵黄原蛋白、卵黄蛋白为盐溶性,易于分离、提纯;而蜱的卵黄原蛋白、卵黄蛋白为水溶性,不适用常规的盐沉降方法进行分离和纯化。Bremner(1959)在微小牛蜱 *Boophilus microplus* 卵中鉴定出含棕色色素的血红蛋白,Tatchell(1971)用 PAGE 方法,从微小牛蜱血淋巴中分离出两条血糖脂蛋白带。但真正开展卵黄原蛋白与卵黄蛋白分离、提纯工作的分别是 Boctor, Kamel 和 Chinzei 等。Boctor 和 Kamel(1976)从安氏革蜱 *Dermacentor andersoni* 卵中纯化、鉴定出卵黄蛋白 A 和卵黄蛋白 B 两种卵黄蛋白;Chinzei 等(1983)纯化出非洲钝缘蜱 *Ornithodoros moubata* 的卵黄蛋白后,提出了一套成熟的分离、提纯卵黄蛋白的方法。其基本过程是:收集当天产的卵,匀浆,过凝胶层析柱(Sepharose CL-4B),收集 280 nm 和 400 nm 均有最大光吸收值的洗脱液,洗脱液再过离子交换柱(DEAE-cellulose),用含 NaCl 的缓冲液阶段洗脱,洗脱液收集如前,透析、浓缩,用 PAGE 检测纯度,SDS-PAGE 检测其亚基组成。以此方法,非洲扇头蜱 *Rhipicephalus appendiculatus*(Dhadialla, 1986)、变异革蜱 *Dermacentor variabilis*(Rosell and Coons, 1991a)、肩突硬蜱 *Ixodes scapularis*(James and Oliver, 1997)和长角血蜱 *Haemaphysalis longicornis*(杨小龙等, 2004)的卵黄蛋白分别得到纯化和鉴定。由于蜱个体小,要采集和制备大量的血淋巴样品十分困难,所以关于卵黄原蛋白分离、提纯的报道甚少。Chinzei 等(1983)用非洲钝缘蜱卵黄发生期的血淋巴,进行双向电泳,分离出卵黄原蛋白-1(Vg-1)和卵黄原蛋白-2(Vg-2)。

蜱类卵黄蛋白一般为糖脂复合蛋白。卵黄蛋白的氨基酸组成中 Glu、Val、Leu 和 Pro 的含量较高,而 Met 的含量很低,卵黄蛋白等电点一般在 6.1 ~ 6.9。卵黄蛋白中的糖类一般是甘露糖,脂类有胆固醇酯、甘油三酯、游离脂肪酸和胆固醇等。卵黄蛋白的糖基、脂基和氨基酸组成因不同蜱种而异,其配基的生理生化作用尚不明确,其完整的氨基酸序列尚未获得(Chinzei *et al*., 1983;Rosell and Coons, 1991a;James and Oliver, 1997)。蜱类卵黄蛋白都含有血红素,卵黄蛋白的重要生理功能之一是结合并储存血红素。在胚胎发生过程中,卵黄蛋白与血红素结合能显著抑制由血红素诱导的脂类过氧化作用,保护胚胎细胞免受氧化损伤(Logullo *et al*., 2002)。目前,对卵黄原蛋白的了解主要来源于对卵黄蛋白的研究(Gudderra *et al*., 2002),关于卵黄原蛋白的特性仍知之甚少,只有对其相对分子量、亚基组成和等电点的报道。非洲钝缘蜱的卵黄原蛋白包括卵黄原蛋白 A(VgA)和卵黄原蛋白 B(VgB),各含 6 个亚基,VgA 的亚基相对分子量范围在 100 ~ 215 kD,VgB 的亚基在 50 ~ 160 kD(Chinzei *et al*., 1983)。变异革蜱的卵黄原蛋白也包括 VgA 和 VgB,相对分子量分别为 330 kD 和 320 kD,VgA 和 VgB 各含 7 个亚基,亚基相对分子量范围在 22 ~ 215 kD,VgA、VgB 的等电点分别为 6.55 和 6.65(Sullivan *et al*., 1999),与非洲钝缘蜱卵黄原蛋白的等电点(6.9)相似(Chinzei *et al*., 1983)。肩突硬蜱的卵黄原蛋白含 8 个亚基,相对分子量范围在 48 ~ 145 kD(James and Oliver, 1999)。

蜱类卵黄原蛋白与卵黄蛋白的纯化及其性质分

析为深入研究卵黄发生奠定了基础。研究表明，卵黄原蛋白与卵黄蛋白在结构、生化特性和免疫学上都表现出很高的相似性（James and Oliver，1997），特别是二者具有免疫原同一性。这样制备并纯化出卵黄蛋白的多克隆抗体，就可以运用灵敏、准确的免疫学方法来研究卵黄原蛋白的合成位点、转运吸收方式以及积累分布情况，还可以追踪卵黄原蛋白合成、加工过程中亚基和量的变化，探索卵黄原蛋白转变为卵黄蛋白的分子过程。

1.2 卵黄原蛋白的合成

卵黄原蛋白在脊椎动物主要是在肝脏由雌激素调节产生（Deeley and Goldberger，1979；Chinzei *et al*.，1983），在昆虫主要由脂肪体合成（龚和和翟启慧，1979），而蜱类卵黄原蛋白的合成位点尚未完全确定。Coons 等（1982）用免疫学方法证实卵黄发生期的血红扇头蜱 *Rhipicephalus sanguineus* 脂肪体和中肠存在与卵中卵黄蛋白、血淋巴中卵黄原蛋白免疫同一性的物质。免疫学和细胞亚显微结构的证据表明脂肪体和中肠是变异革蜱卵黄原蛋白的合成位点（Coons *et al*.，1989；Rosell and Coons，1992）。与此结论不同的是，另外 2 种硬蜱，嗜驼璃眼蜱 *Hyalomma dromedarii* 与肩突硬蜱都只存在唯一的卵黄原蛋白合成位点——脂肪体（Schriefer，1991；James *et al*.，1999）。Chinzei 和 Yano（1985）通过^{35}S-蛋氨酸标记组织培养、免疫组织化学和电镜手段确证脂肪体是非洲钝缘蜱卵黄原蛋白的唯一合成位点，但 Diehl 等（1982）曾报道非洲钝缘蜱的卵巢也能合成卵黄原蛋白。

蜱类卵黄原蛋白的合成位点虽然尚未完全确定，但已有的证据均显示脂肪体能合成卵黄原蛋白。蜱类脂肪体是由高度分散的两个区域细胞组成，即中心区和周围区。中心区指环绕生殖系统及其他内部器官；周围区为环绕气管系统及其相连的组织和皮下分散的细胞群。随着吸血交配，周围区高度活化；中心区则到饱血才发生明显分化（Obenchain and Oliver，1973；Keeley，1985；James and Oliver，1997）。蜱类脂肪体主要是由具有合成和贮存功能的营养细胞组成（Coons *et al*.，1990），另外还有一群聚集细胞，能摄取胞外液体中的大分子。在卵黄发生期，脂肪体中心区的营养细胞由贮存功能向合成蛋白质及其他物质的功能转变，即其细胞体积增大，胞质内充满大量的粗面型内质网，具有扩大的潴泡和池，这种活跃的合成结构一直持续到产卵期（Coons *et al*.，1990；Schriefer，1991）。

1.3 卵黄原蛋白的吸收

蜱卵母细胞发育为成熟卵的过程称为卵子发生（oogenesis）或卵发育（egg development）（Kaufman，1997），卵发育的实质是卵母细胞吸收、加工与积累卵黄原蛋白的过程。卵母细胞的发育主要经历卵黄形成前期、卵黄形成期和排卵期 3 个阶段（Balashov，1972）。在卵黄形成期，卵母细胞吸收卵黄原蛋白和其他血淋巴蛋白，卵黄原蛋白被进一步加工，成为卵黄蛋白沉积于卵母细胞中；同时卵母细胞自身也合成少量蛋白质。软蜱 *Argas hermanni* 的卵巢经 SDS-PAGE 和免疫学方法分析，发现其具有的 20 条蛋白带中，13 条蛋白带是外源性的，7 条蛋白带是卵巢自身合成的（Shanbaky *et al*.，1990）。蜱类的卵中充满着多种物质，包括蛋白质、核酸、脂类和糖类。其中蛋白质是最重要的成分，而又以卵黄蛋白的含量最高。据 Chinzei 等（1983）报道，卵黄蛋白占非洲钝缘蜱卵内蛋白质总量的 85%。

卵母细胞以胞吞方式摄取卵黄原蛋白，摄取过程通常需要受体介导（Friesen and Kaufman，2004）。Friesen 和 Kaufman（2004）在希伯莱花蜱 *Amblyomma hebraeum* 饱血雌蜱卵巢内鉴定出一种相对分子量为 86 kD 的卵黄蛋白结合蛋白。配体印迹实验表明，即使在还原条件下（β-巯基乙醇），该蛋白仍能与卵黄蛋白结合，苏拉明对其结合有抑制作用。同时，该蛋白也存在于半饱血雌蜱卵巢内。但该蛋白是否为卵黄原蛋白专一性受体，尚需深入研究。

卵母细胞从血淋巴中选择性吸收卵黄原蛋白，卵黄原蛋白经翻译后修饰转变为卵黄蛋白（Raikhel and Dhadialla，1992；James and Oliver，1997）。SDS-PAGE 表明非洲钝缘蜱卵黄原蛋白有 6 条蛋白带，其中第 1，2 条带为卵黄原蛋白所特有，第 3，4，5，6 条带与卵黄蛋白共有；卵黄蛋白也有 6 条蛋白带（带 3 ~ 8），第 7，8 条带为卵黄蛋白特有。脂肪体首先合成多肽 1 和 2，多肽 3 ~ 6 是多肽 1 和 2 的产物。卵黄原蛋白由卵母细胞吸收后，被酶解为小分子，多肽 1 和 2 消失，经进一步加工形成多肽 7 和 8，并出现在卵黄蛋白中（Chinzei，1986）。类似现象也出现在派氏钝缘蜱 *Ornithodoros parkeri*（Chinzei and Taylor，1994）中，但在硬蜱种类中尚未见报道。

卵黄原蛋白转变为卵黄蛋白后，在卵母细胞内大量积累，作为胚胎发育的营养源（Kaufman，1997）。胚胎发生期，在卵黄小板酸化作用下，卵黄蛋白被卵黄中的原组织蛋白酶降解（Abreu *et al*.，2004）。

2 蜱类卵黄发生的激素调控

目前,对软蜱和硬蜱生殖内分泌学的研究明显多于蜱螨亚纲的其他种类。与其他节肢动物类似,蜱类的卵黄发生可能受 3 类激素的调控:蜕皮激素(moulting hormone)、保幼激素(juvenile hormone,JH)和来自神经分泌细胞(neurosecretory cells)的神经分泌因子。虽然积累的证据尚不足以说明这 3 种因素的作用和相互关系,但已有迹象表明软蜱和硬蜱在内分泌学上存在较大差别(Kaufman,1997)。

2.1 软蜱

在软蜱内分泌学研究的早期(1968 ~ 1975 年),学者们就认为存在一种神经内分泌物控制卵的发育。Aeschlimann (1968)报道向吸血未交配非洲钝缘蜱雌蜱血腔中注入饱血交配雌蜱的合神经节提取物,引发其产卵。Eisen 等(1973)在波斯锐缘蜱 *Argas persicus* 也得到相似结果。Shanbaky 和 Khalil (1975)首次用结扎实验证明了神经分泌对卵发育有作用,在派氏钝缘蜱中也得出相同的结论(Oliver *et al*.,1992)。这些证据有力地支持了神经内分泌控制软蜱卵黄发生的假设。

上述结果只能证明卵黄发生的刺激因子存在于合神经节,但不能说明它就是神经分泌的产物,Chinzei 等(1989)和 Taylor 等(1991)为此提供了进一步的证据。他们发现神经毒剂氯氰菊酯(cypermethrin)和拟除虫菊酯(pyrethroid)能诱导非洲钝缘蜱交配或未交配未吸血雌蜱的卵黄发生。由氯氰菊酯刺激引起的卵黄原蛋白释放到血淋巴的情况与正常饱血雌蜱一样。氯氰菊酯甚至能诱导若蜱卵黄原蛋白的合成。拟除虫菊酯是一类常见的昆虫杀虫剂,能引发许多昆虫释放神经激素。可见,氯氰菊酯和拟除虫菊酯刺激使神经分泌物释放,从而引发卵黄发生。Chinzei 等(1992)报道,氯氰菊酯注入结扎的未吸血雌蜱体前部能刺激卵黄发生,而注入体后部则无效。合神经节提取物经蛋白酶处理后再注入雌蜱体内,则失去刺激卵黄发生的作用。这进一步说明有活性的成分是一种合神经节的神经分泌物。

Chinzei 和 Taylor (1994)根据对非洲钝缘蜱的结扎实验,提出了软蜱卵黄发生的调控模式。非洲钝缘蜱吸血一段时间后基节液(coxal fluid)开始分泌(基节液分泌的开始是饱血期间蜱进行生殖和内分泌等生理活动的标志),刺激合神经节释放一种神经肽激素,称之为卵黄发生诱导因子(vitellogenesis induction factor,VIF)。他们认为 VIF 并不直接刺激卵黄发生,而是作用于体后部产生一种脂肪体刺激因子(fat body stimulating factor,FSF),FSF 刺激脂肪体合成并释放卵黄原蛋白。但这一模式尚处于假设阶段,对 FSF 的化学性质和在蜱体后部的来源位点都不清楚。Chinzei 和 Taylor (1994)推测 FSF 可能是蜕皮激素,因为他们在早期的研究中发现蜕皮酮(ecdysone)和 20-羟基蜕皮酮(20-hydroxyecdysone,20-E)能增加交配未吸血雌蜱血淋巴中卵黄原蛋白的滴度。

在软蜱中,除合神经节分泌的神经肽类激素外,保幼激素与蜕皮激素对卵黄发生的作用也有报道。有证据表明保幼激素对卵母细胞的成熟有作用(Bassal and Roshdy,1974)。Connat 等(1983b)用高剂量的保幼激素或保幼激素类似物诱导了吸血未交配的非洲钝缘蜱产卵。保幼激素及其类似物对卵黄发生的作用,还存在不同结论。Chinzei 等(1991)研究了 JH Ⅰ、JH Ⅱ、JH Ⅲ和 4 种 JH 类似物对饥饿非洲钝缘蜱卵黄原蛋白的释放和卵巢发育的影响,但这些处理均无效。从观察的结论看,保幼激素可引发吸血后蜱的卵发育和产卵;而神经肽即使对饥饿蜱的卵黄发生也有效。因此,保幼激素可能是只在蜱吸血后才发挥作用的一种卵黄激素(vitellogenic hormone);或保幼激素在软蜱中只对产卵有作用(Kaufman,1997)。

Connat 等(1984)选择交配或未交配的非洲钝缘蜱雌蜱,在其生殖营养循环的不同时间注射^{3}H-蜕皮酮。结果蜕皮酮转化成 2 种无极性的产物 AP1 和 AP2,AP2 只被卵吸收。经酯酶处理,AP2 能转化成蜕皮酮和 20-E,这表明蜕皮激素的酯类是卵中的主要储存形式。卵中蜕皮激素的功能还不清楚,它们可能是胚胎发生过程中十分重要的激素。在非洲钝缘蜱血餐中加入几种蜕皮激素,会导致成虫的复蜕皮,且抑制卵的发育和产卵(Connat *et al*.,1983a)。

2.2 硬蜱

蜕皮激素控制硬蜱卵黄发生的观点,已经得到一些证据的支持。希伯莱花蜱血淋巴中蜕皮激素的滴度在饱血后 1 周内增加 1 ~ 100 倍(Connat *et al*.,1985;Kaufman,1991)。虽然已证明蜕皮激素滴度的升高是为了促进唾液腺自溶;但蜕皮激素在血淋巴中滴度的峰值要超过唾液腺重吸收所需滴度的 5 倍,并一直延续到唾液腺完全退化后 3 ~ 4 天(Kaufman,1991),该时期为卵黄原蛋白合成最快的

阶段(Rosell and Coons，1991b)。希伯莱花蜱半饱血雌蜱注射 20-E，能够刺激卵黄原蛋白合成(Friesen and Kaufman，2002)，但不能刺激卵母细胞对卵黄原蛋白的摄取(Friesen and Kaufman，2004)。Sankhon 等(1999)发现，体外培养变异革蜱脂肪体时，加入 20-E 能刺激脂肪体合成卵黄原蛋白，并将其释放到培养基中；而保幼激素类似物则无这种作用。James 等(1997)报道肩突硬蜱雌蜱体内蜕皮激素的滴度与卵黄原蛋白的合成呈正相关。

保幼激素对硬蜱卵黄发生的作用，存在不同结论。Mansingh 和 Rawlins (1977)报道几种保幼激素类似物对微小牛蜱产卵有破坏作用。Hayes 和 Oliver (1981)用早熟素Ⅱ熏蒸变异革蜱的卵，处理的卵孵化后雌雄比为 0.5∶1，正常的对照组为 1.06∶1；且 85%的蜱不能完成生殖营养循环。用 JHⅢ处理这些中毒的蜱后，均能完成生殖营养循环。卵黄发生期微小牛蜱的己烷抽提物在生物测定中具有保幼激素活性：它能刺激吸血未交配的非洲钝缘蜱产卵；抑制黄粉甲 *Tenebrio molitor* 的蛹变态。保幼激素对硬蜱的作用，还有不同结论。Lunke 和 Kaufman(1993)尝试用多种不同的激素处理部分吸血的希伯莱花蜱，局部点滴或注射 JHⅢ、JHⅢ-双环氧化合物、法尼醇甲酯，将 20-E 和保幼激素混合物使用；但所有的处理均未能刺激卵巢发育。用早熟素Ⅱ处理饱血的雌蜱，观察抗保幼激素化合物能否抑制正常的卵巢发育；在早熟素Ⅱ中加入 JHⅢ，看能否恢复早熟素Ⅱ的抑制作用，结果只观察到了高剂量时的毒性作用。保幼激素对硬蜱卵黄发生的作用尚无定论。保幼激素及其类似物是否调节硬蜱的卵黄发生，如何调节，有待进一步研究。

嗜驼璃眼蜱吸血未交配雌蜱的脂肪体在体外培养时，用饱血后 2 天雌蜱合神经节提取物或血淋巴处理，能增加其合成卵黄原蛋白的活力。这说明硬蜱可能具有与软蜱相似的卵黄发生诱导因子(Schreifer，1991；Oliver and Dotson，1993)。用神经毒剂氯氰菊酯处理希伯莱花蜱饱血雌蜱，能抑制卵发育，降低血淋巴中 20-E 滴度和卵黄原蛋白含量(Friesen and Kaufman，2003)。这与氯氰菊酯对非洲钝缘蜱的作用相反(Chinzei *et al*.，1989；Taylor *et al*.，1991)。上述结果表明，硬蜱中可能也存在神经肽类激素，但这类激素对硬蜱和软蜱卵黄发生具有不同的调节机制。

3 展望

综上所述，蜱类卵黄发生的研究已取得了一定成果，但要最终阐明激素如何调节基因表达控制卵黄发生的过程，尚有大量问题和空白点亟待解决。今后应在以下方面付诸努力：卵黄蛋白与卵黄原蛋白分子特性和氨基酸序列分析；激素在蜱类卵黄发生中作用的确定；激素对卵黄原蛋白合成、摄取及加工形成卵黄蛋白过程的调节机制；卵母细胞对卵黄原蛋白的摄取机理；蜱类神经肽的确定以及雄性因子的作用等。这些问题的解决对于揭示蜱类生殖生物学规律，阐明卵黄发生调节机制，理解系统演化和制定防治策略均有重要的理论和实践意义。

参 考 文 献 (References)

Abreu LA，Valle D，Manso PPA，Facanha AR，Pelajo-Machado M，Masuda H，Masuda A，Vaz I Jr，Lenzi H，Oliveira PL，Logullo C，2004. Proteolytic activity of *Boophilus microplus* yolk pro-cathepsin D (BYC) is coincident with cortical acidification during embryogenesis. *Insect Biochem. Mol. Biol.*，34 (5)：443－449.

Aeschlimann A，1968. La ponte chez *Ornithodoros moubata* Murray (Ixodoidea：Argasidae). *Rev. Suisse Zool.*，75：1 033－1 039.

Balashov YuS，1972. Bloodsucking ticks (Ixodoidea) – vectors of disease of man and animals (English translation). *Misc. Publ. Entomol. Soc. Amer.*，8：163－376.

Bassal TTM，Roshdy MA，1974. *Argas* (*Persicargas*) *arboreus*：juvenile hormone analog termination of diapause and oviposition control. *Exp. Parasitol.*，36：34－39.

Boctor FN，Kamel MY，1976. Purification and characterization of two lipovitellins from eggs of the tick，*Dermacentor andersoni*. *Insect Biochem.*，6：233－240.

Bremner KC，1959. Studies on "Haemixodovin" the pigment in the eggs of the cattle tick *Boophilus microplus* (Acarina：Ixodidae). *Aust. J. Biol. Sci.*，12：263－273.

Chinzei Y，1986. Vitellogenin biosynthesis and processing in a soft tick，*Ornithodoros moubata*. In：Borovsky D，Spielman A eds. Host Regulated Development Mechanisms in Vector Arthropods. University of Florida，Vero Beach. 18－25.

Chinzei Y，Chino H，Takahashi K，1983. Purification and properties of vitellogenin and vitellin from a tick *Ornithodoros moubata*. *J. Comp. Physiol.*，152：13－21.

Chinzei Y，Itoh K，Ando K，1989. Cypermethrin induction of vitellogenesis and ovarian development in unfed adult female *Ornithodoros moubata* (Acari：Argasidae). *Invert. Reprod. Develop.*，15：19－26.

Chinzei Y，Taylor D，1994. Hormonal regulation of vitellogenin biosynthesis in ticks. In：Harris KF ed. Advances in Disease Vector Research. Vol. 10. New York：Springer-Verlag. 1－22.

Chinzei Y，Taylor D，Ando K，1991. Effects of juvenile hormone and its

analogs on vitellogenin synthesis and ovarian development in the soft tick，*Ornithodoros moubata*（Acari：Argasidae）. *J. Med. Entomol.*，28：506 – 513.

Chinzei Y，Taylor D，Miura K，Ando K，1992. Vitellogenesis induction by synganglion factor in adult female ticks，*Ornithodoros moubata*（Acari：Argasidae）. *J. Acarol. Soc. Jpn.*，1：15 – 26.

Chinzei Y，Yano L，1985. Fat body is the site of vitellogenin synthesis in the soft tick，*Ornithodoros moubata*. *J. Comp. Physiol.* B，155：671 – 678.

Connat JL，Diehl PA，Dumont N，Carminati S，Thompson MJ，1983a. Effects of exogenous ecdysteroids on the female tick *Ornithodoros moubata*：Induction of supermoulting and influence on oogenesis. *Z. Ang. Ent.*，96：520 – 530.

Connat JL，Diehl PA，Gfeller H，Morici M，1985. Ecdysteroids in females and eggs of the ixodid tick，*Amblyomma hebraeum*. *Int. J. Invert. Reprod. Develop.*，8：103 – 116.

Connat JL，Diehl PA，Morici M，1984. Metabolism of ecdysteroids during the vitellogenesis of the tick，*Ornithodoros moubata*（Ixodoidea：Argasidae）：accumulation of apolar metabolites in the eggs. *Gen. Comp. Endocrinol.*，56：100 – 110.

Connat JL，Ducommun J，Diehl PA，1983b. Juvenile hormone-like substances can induce vitellogenesis in the tick *Ornithodoros moubata*（Acari：Argasidae）. *Int. J. Invert. Reprod. Develop.*，6：285 – 294.

Connat JL，Ducommun J，Diehl PA，Aeschlimann A，1986. Some aspects of the control of the gonotrophic cycle in the tick，*Ornithodoros moubata*（Ixodoidea：Argasidae）. In：Sauer JR，Hair JA eds. Morphology，Physiology and Behavioural Biology of Ticks. Chichester：Ellis Horwood. 194 – 216.

Coons LB，Lamoreaux WJ，Rosell-Davis R，Starr-Spires L，1990. Fine structure of fat body and nephrocytes in the life stages of *Dermacentor variabilis*. *Exp. Appl. Acarol.*，8：125 – 142.

Coons LB，Lamoreaux WJ，Rosell-Davis R，Tarnowski BI，1989. The onset of vitellogenin production and vitellogenesis and their relationship to change in the midgut epithelium and oocytes in the tick *Dermacentor variabilis*. *Exp. Appl. Acarol.*，6：291 – 305.

Coons LB，Tarnowski BI，Ourth D，1982. *Rhipicephalus sanguineus*：localization of vitellogenin synthesis by immunological methods and electron microscopy. *Exp. Parasitol.*，54：331 – 339.

Deeley RG，Goldberger RF，1979. Regulation of expression of the vitellogenin gene in avian liver. In：Hamilton TH，Clark JH，Sadler WA eds. Ontogeny of Receptors and Reproductive Hormone Action. New York：Raven Press. 291 – 307.

Deng GF，Jiang ZJ，1991. Economic Insect Fauna of China. Fasc. 39，Acari：Ixodidae. Beijing：Science Press. 18 – 19.［**邓国藩，姜在阶**，1991. **中国经济昆虫志. 第三十九册. 蜱螨亚纲硬蜱科. 北京：科学出版社**. 18 – 19］

Dhadialla TS，1986. Purification and some biochemical properties of vitellins from *Rhipicephalus appendiculatus* eggs and their use as antigens to induce type Ⅲ immune resistance in rabbits. *J. Cell Biochem. Suppl.*，10：77.

Diehl PA，Aeschlimann A，Obenchain FD，1982. Tick reproduction：oogenesis and oviposition. In：Obenchain FD，Galun R eds. Physiology of Ticks. Oxford：Pergamon Press. 277 – 350.

Eisen Y，Warburg MR，Galun R，1973. Neurosecretory activity as related to feeding and oogenesis in the fowl-tick，*Argas persicus* Oken. *Gen. Comp. Endocrinol.*，21：331 – 340.

Engelmann F，1979. Insect vitellogenin – identification，biosynthesis，and role in vitellogenesis. *Adv. Insect Physiol.*，14：49 – 108.

Friesen KJ，Kaufman WR，2002. Quantification of vitellogenesis and its control by 20-hydroxyecdysone in the ixodid tick，*Amblyomma hebraeum*. *J. Insect Physiol.*，48：773 – 782.

Friesen KJ，Kaufman WR，2003. Cypermethrin inhibits egg development in the ixodid tick，*Amblyomma hebraeum*. *Pestic. Biochem. Physiol.*，76：25 – 35.

Friesen KJ，Kaufman WR，2004. Effects of 20-hydroxyecdysone and other hormones on egg development，and identification of a vitellin-binding protein in the ovary of the tick，*Amblyomma hebraeum*. *J. Insect Physiol.*，50（6）：519 – 529.

Galun R，Warburg M，1967. Studies on the reproductive physiology of the tick，*Ornithodoros tholozani*（Laboulbene and Megnin）：the effect of mating on oogenesis. *Acta Soc. Zool. Bohemoslov.*，31：329 – 334.

Gong H，Zhai QH，1979. Vitellin and vitellogenesis in insects. *Acta Entomol. Sin.*，22(2)：219 – 236.［**龚和，翟启慧**，1979. **昆虫卵黄蛋白和卵黄发生. 昆虫学报**，22(2)：219 – 236］

Gudderra NP，Sonenshine DE，Apperson CS，Roe RM，2002. Hemolymph proteins in ticks. *J. Insect Physiol.*，48：269 – 278.

Hayes MJ，Oliver JH Jr，1981. Immediate and latent effects induced by the antiallatotropin precocene 2（P2）on embryonic *Dermacentor variabilis* Say（Acari：Ixodidae）. *J. Parasitol.*，67：923 – 927.

James AM，Oliver JH Jr，1997. Purification and partial characterization of vitellin from the black-legged tick，*Ixodes scapularis*. *Insect Biochem. Mol. Biol.*，27：639 – 649.

James AM，Oliver JH Jr，1999. Vitellogenesis and its hormonal regulation in ixodida：preliminary result. In：Needham GR，Mitchell R，Horn DJ，Welbourn WC eds. Acarology IX，vol. 2. Symposia. Ohio Biological Survey，Columbus，Ohio. 471 – 476.

James AM，Zhu XX，Oliver JH Jr，1999. Localization of vitellogenin production in the blacklegged tick，*Ixodes scapularis*（Acari：Ixodidae）. *Invert. Reprod. Develop.*，35（1）：81 – 87.

James AM，Zhu XX，Oliver JH Jr，1997. Vitellogenin and ecdysteroid titers in *Ixodes scapularis* during vitellogenesis. *J. Parasitol.*，83（4）：559 – 563.

Kaufman WR，1991. Correlation between haemolymph ecdysteroid titre，salivary gland degeneration and ovarian development in the ixodid tick *Amblyomma hebraeum* Koch. *J. Insect Physiol.*，37（2）：95 – 99.

Kaufman WR，1997. Arthropoda-Chelicerata. In：Adiyodi KG，Adiyodi RG，Adams TS eds. Reproductive Biology of Invertebrates. Oxford and IBH Publ. Co. Pvt. Ltd. 211 – 245.

Keeley LL，1985. Physiology and biochemistry of the fat body. In：Kerkut GA，Gilbert LI eds. Comprehensive Insect Physiology，Biochemistry and Pharmacology. Vol.3. Oxford：Pergamon Press. 211 – 248.

Logullo C，Moraes J，Dansa-Petretski M，Vaz IS Jr，Masuda A，Sorgine MHF，Braz GR，Masuda H，Oliveira PL，2002. Binding and storage of heme by vitellin from the cattle tick，*Boophilus microplus*. *Insect*

Biochem. *Mol*. *Biol*.，32（12）：1 805－1 811.

Lunke MD，Kaufman WR，1993. Hormonal control of ovarian development in the tick *Amblyomma hebraeum* Koch（Acari：Ixodidae）. *Invert*. *Reprod*. *Develop*.，23（1）：25－38.

Mansingh A，Rawlins SC，1977. Antigonadotropic action of insect hormone analogues on the cattle tick *Boophilus microplus*. *Naturwiss*，64：41.

Obenchain FD，Oliver JH Jr，1973. A qualitative analysis of the form，function and interrelationships of fat body and associated tissues in adult ticks（Acari：Ixodidae）. *J*. *Exp*. *Biol*.，186：217－236.

Oliver JH Jr，1986. Induction of oogenesis and oviposition in ticks. In：Sauer JR，Hair JA eds. Morphology，Physiology and Behavioural Biology of Tick. Chichester：Ellis Horwood. 233－247.

Oliver JH Jr，Dotson EM，1993. Hormonal control of moulting and reproduction in ticks. *Amer*. *Zool*.，33：384－396.

Oliver JH Jr，Zhu XX，Vogel GN，Dotson EM，1992. Role of synganglion in oogenesis of the tick，*Ornithodoros parkeri*（Acari：Argasidae）. *J*. *Parasitol*.，78：93－98.

Raikhel AS，Dhadialla TS，1992. Accumulation of yolk proteins in insect oocytes. *Ann*. *Rev*. *Entomol*.，37：217－251.

Rosell R，Coons LB，1989. Relationship between feeding，mating，vitellogenin production and vitellogenesis in the tick *Dermacentor variabilis*. *Exp*. *Appl*. *Acarol*.，7：95－105.

Rosell R，Coons LB，1991a. Purification and partial characterization of vitellin from the eggs of the hard tick，*Dermacentor variabilis*. *Insect Biochem*.，21（8）：871－875.

Rosell R，Coons LB，1991b. Determination of vitellogenin titer in the hemolymph of *Dermacentor variabilis*（Acari：Ixodidae）using an indirect enzyme-linked immunosorbent assay. *J*. *Med*. *Entomol*.，28：41－44.

Rosell R，Coons LB，1992. The role of the fat body，midgut and ovary in vitellogenin production and vitellogenesis in the female tick，*Dermacentor variabilis*. *J*. *Parasitol*.，22（3）：341－349.

Sankhon N，Lockey T，Rosell RC，Rothschild M，Coons L，1999. Effect of methoprene and 20-hydroxyecdysone on vitellogenin production in cultured fat bodies and backless explants from unfed female *Dermacentor variabilis*. *J*. *Insect Physiol*.，45：755－761.

Schriefer ME，1991. Vitellogenesis in *Hyalomma dromedarii*（Acari：Ixodidae）：A Model for Analysis of Endocrine Regulation in Ixodid Ticks. Ph. D. Dissertation，Old Dominion University，Norfolk，Virginia，USA.

Shanbaky NM，Khalil GM，1975. The subgenus *Persicargas*（Ixodoidea：Argasidae：*Argas*）：the effect of feeding on hormonal control of egg development in *Argas*（*Persicargas*）*arboreus*. *Exp*. *Parasitol*.，37：361－366.

Shanbaky NM，Mansour MM，Main AJ，Helmy N，1990. Vitellogenic and nonvitellogenic protein in hemolymph，ovaries and eggs of *Argas*（*Argas*）*hermanni*（Acari：Argasidae）. *J*. *Med*. *Entomol*.，27（6）：986－992.

Sullivan CD，Rosell RC，Coons LB，1999. Partial characterization of vitellogenin from the ixodid *Dermacentor variabilis*：Preliminary results. In：Needham GR，Mitchell R，Horn DJ，Welbourn WC eds. Acarology Ⅸ，Vol. 2，Symposia. Ohio Biological Survey，Columbus，Ohio. 477－480.

Tatchell RJ，1971. Electrophoretic studies on the proteins of the haemolymph，saliva，and eggs of the cattle tick，*Boophilus microplus*. *Insect Biochem*.，1：47－55.

Taylor D，Chinzei Y，Ito K，Higuchi N，Ando K，1991. Stimulation of vitellogenesis by pyrethroids in mated and virgin female adults，male adults，and fourth instar females of *Ornithodoros moubata*（Acari：Argasidae）. *J*. *Med*. *Entomol*.，28：322－329.

Wigglesworth VB，1943. The fate of haemoglobin in *Rhodnius prolixus*（Hemiptera）and other blood sucking arthropods. *Proc*. *R*. *Soc*.（*London*）*Ser*. *B*，131：313－339.

Yang XL，Gao ZH，Hu YH，Liu JZ，2004. Purification and properties of vitellin from the bush tick，*Haemaphysalis longicornis* Neumann（Arachnida：Ixodidae）. *Acta Entomol*. *Sin*.，47（3）：316－319. [**杨小龙，高志华，胡永红，刘敬泽**，2004. **长角血蜱卵黄蛋白的纯化及其性质**. **昆虫学报**，47（3）：316－319]

（责任编辑：黄玲巧）